Der Nahrungserwerb der Mondsee-Zährte

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

VON FRANZ UIBLEIN und HANS WINKLER

Mit 4 Abbildungen und 2 Tabellen

(Vorgelegt in der Sitzung der mathem.-naturw. Klasse am 15. April 1988 durch das w. M. HEINZ LÖFFLER)

Zusammenfassung

Analysen von ca. 130 Mägen bildeten die Grundlage für eine Untersuchung der Ernährungsbiologie der Zährten des Mondsees *(Vimba elongata)*. Die Veränderungen in der Nahrungsaufnahme der Mondsee-Zährte spiegeln einerseits jahreszeitliche Unterschiede in Angebot und Bedarf, ontogenetische Verschiebungen in der relativen Profitabilität der jeweiligen Nahrungsaufnahmestrategie sowie individuell variierende Anpassungsfähigkeiten wider. Benthosorganismen, allen voran Chironomiden, machten den Großteil der Nahrung aus. Ältere, und damit größere Fische, nutzten vor allem das reiche Angebot an Muscheln der Art *Dreissena polymorpha*, können aber bei entsprechend hohen Dichten auch Plankton, wahrscheinlich durch Filtrieren, aufnehmen. In der Diskussion wird auf Abweichungen der Befunde von Voraussagen einfacher Modelle des optimalen Nahrungserwerbes und auf mögliche Erweiterungen bestehender Ansätze hingewiesen.

Einleitung

Wie bei den meisten Tieren ist der Nahrungserwerb der Fische komplex und von zahlreichen äußeren und inneren Variablen gesteuert. In jüngerer Zeit hat die Entwicklung von Hypothesen über verschiedene Aspekte des Nahrungserwerbsverhaltens ein verstärktes Interesse an entsprechenden Daten geweckt. Diese Hypothesen gehen allgemein von der Vorstellung aus, daß die Selektion im Laufe der Stammesgeschichte Verhalten bezüglich einer bestimmten Zielgröße optimiert. Unter der Annahme etwa, daß der Nettogewinn der Nahrungsaufnahme pro Zeiteinheit maximiert wird, kann die Nahrungswahl eines Fisches vorausgesagt werden. Schon frühe Tests dieser Hypothesen haben gezeigt, daß die oft sehr klaren und eindeutigen Voraussagen von den Daten nicht bestätigt, sondern bestenfalls angenähert werden (WERNER & HALL, 1974). Fische erwiesen sich zumeist flexibler als Theoretiker und Theorien erwarten ließen (DILL, 1983).

Heute wird die Bedeutung von Einschränkungen und Randbedingungen, die in Morphologie, Physiologie und Verhalten begründet liegen, wieder mehr anerkannt (WANJALA et al., 1986, GETTY et al., 1987). Daher erscheint es auch sinnvoll, sorgfältig erhobene Freilanddaten unter dem Gesichtspunkt zu sammeln, welche Strategien freilebende Tiere tatsächlich verfolgen, um so vielleicht in Verbindung mit experimentellen Daten jene Randbedingungen identifizieren zu können, die für das oft

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

beträchtliche Auseinanderklaffen von Beobachtung und theoretischer Erwartung aus einfachen Modellen verantwortlich zu machen sind.

Fische der Gattung *Vimba* sind durch ihre Flexibilität bezüglich der von ihnen bewohnten Lebensräume ausgezeichnet. So wandern einige Arten von Flußmündungen und Meeresbuchten, wo sie vor allem Nahrung aufnehmen (KUBLIKAS et al., 1970), oft über weite Strecken in Flußoberläufe und einmündende Bäche, um dort abzulaichen (ERM et al., 1970). Ähnliche Wanderungen unternehmen auch die Zährten des Mondsees, die wir hier der Art *Vimba elongata* Val. zurechnen. Im späten Frühjahr durchqueren diese Fische den Mondsee und steigen in die einmündenden Bäche auf, wo sie ablaichen. Anschließend erfolgt die Rückwanderung in den unteren Abschnitt des Sees, wo sie sich während des übrigen Jahresablaufs bevorzugt aufhalten (UIBLEIN et al., 1987).

In der vorliegenden Arbeit soll versucht werden, vor jenem Hintergrund wechselnder Habitatpräferenzen die unterschiedlichen Nahrungsbeziehungen bei der Mondsee-Zährte in Zusammenhang mit saisonalen Veränderungen im Bedarf darzustellen und daraus die von diesen Fischen verfolgten Nahrungserwerbsstrategien abzuleiten.

Die Untersuchung ist Teil eines größeren ethologischen Projektes, das Feldarbeit und Experimente an einheimischen Karpfenfischen (Cyprinidae) verbindet und selbst in ein Schwerpunktprogramm, das vom Fonds zur Förderung der wissenschaftlichen Forschung, Forschungsprojekt S-35, Leitung Prof. W. WIESER, Innsbruck, unterstützt wird, eingebunden ist.

Material und Methoden

Die Untersuchungen wurden von Dezember 1984 bis Herbst 1987 am Institut für Limnologie der Österreichischen Akademie der Wissenschaften, Abteilung Mondsee, durchgeführt. Aus den Monaten April bis Dezember standen uns ca. 130 Zährten (Rußnasen) der Altersklassen 2+ bis 8+ aus dem Mondsee zur Verfügung. Die Fische stammen zum Großteil aus Netzfängen von den Berufsfischern J. REICHL und M. WESENAUER und wurden uns von diesen dankenswerterweise kostenlos bereitgestellt. Während der Laichzeit (Ende Mai bis Anfang Juli) wurden zum Ablaichen aufsteigende Fische in den Mondsee Zuflüssen mit Elektroaggregaten der Bundesanstalt für Fischereiwirtschaft, Scharfling, gefangen. Bei den Befischungen und anschließenden Untersuchungen unterstützten H. P. GOLLMANN, Dr. A. HERZIG, Dr. A. JAGSCH, Dr. E. KAINZ und M. PÖCKL die Arbeit der Autoren.

Die Magenanalyse erfolgte nach der Methode des prozentuellen Auftretens von einzelnen Beutetypen in den gefüllten Mägen (vgl. HYSLOP, 1980). Die am häufigsten auftretenden Nahrungskategorien wurden quantitativ bestimmt. Chironomiden, Ephemeropteren und planktische Crustaceen wurden für die individuellen Mägen ausgezählt. Traten große Mengen eines Beutetieres auf, wurden sie mit einer volumetrischen Schätzmethode nach HERZIG (pers. Kommunikation)

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

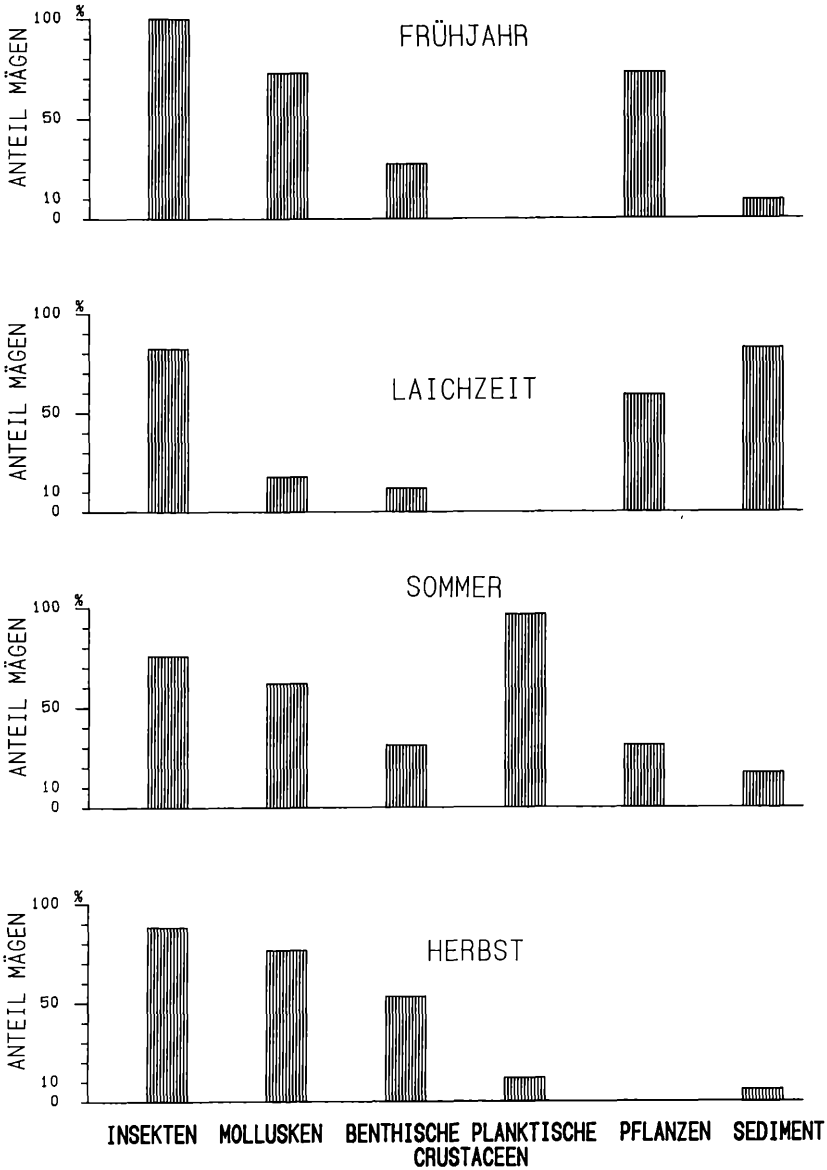

Abb. 1: Saisonales Auftreten wichtiger Mageninhalte bei *Vimba elongata* im Mondsee. Nur Fische der Altersklasse 3+ bis 8+ sind berücksichtigt.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

erfaßt. Dabei wurde ein bestimmter Anteil des Mageninhaltsvolumens ausgezählt und daraus die Gesamtzahl an jeweiligen Beutetieren geschätzt. Energiewerte wurden mit Hilfe von Umrechnungstabellen aus JÖRGENSEN (1979) berechnet.

Die Dreikantmuschel *Dreissena polymorpha,* ein weiteres Hauptnährtier der Mondsee-Zährte, wurde nach einer eigenen komplizierteren Methode quantitativ bestimmt. An den in den Mägen gefundenen Schalenresten wurde bei gut erhaltenen Exemplaren die Schalenlänge gemessen. Die Längenwerte variierten zwischen 0,2 und 1,2 cm. Für die Auswertung wurde eine mittlere Schalenlänge von 7 mm angenommen. Das Gewicht der Schalenanteile in den einzelnen Mägen wurde durch Subtraktion des Trockengewichts sonstiger noch darin vorkommender Beutetiere vom gesamten Trockengewicht des Mageninhaltes bestimmt. Durch Kenntnis des mittleren Schalengewichts gleichgroßer Freilandtiere (7 mm) konnte so ein angenäherter Wert für die durchschnittliche Zahl von Muscheln pro Mageninhalt errechnet werden. Nach Daten aus STANCZYKOWSKA (1977) wurde das schalenfreie Trockengewicht für die angegebene Längenklasse bestimmt und damit Energiewerte nach allgemeinen Angaben für Muscheln (JÖRGENSEN, 1979) berechnet.

Algen und sonstige Pflanzenteile wurden in den Mägen in meist unverdautem Zustand vorgefunden und daher zu keiner Nährwertanalyse herangezogen.

Das Alter der Fische wurde nach Schuppenpräparaten bestimmt. Die dazu verwendeten Schuppen stammen aus der hinteren Dorsalregion zwischen Bauch- und Rückenflosse. Die Totallänge aller Fische wurde gemessen; für die Auswertung wurden sie nach Längenklassen aufgeteilt.

Ergebnisse

Zährten der Altersklassen 3+ bis 8+ zeigen während des Jahresverlaufs ein unterschiedlich breites Nahrungsspektrum (Tab. 1). Chironomidenlarven bilden dabei den insgesamt größten prozentuellen Anteil des Mageninhaltes. Weitere wichtige Nahrungskomponenten sind Chironomidenpuppen, Dreikantmuscheln und Algen im Frühjahr, Ephemeropterenlarven und Algen während der Laichzeit, planktische Crustaceen und Dreikantmuscheln im Sommer sowie Mollusken im Herbst. Abb. 1 zeigt dazu als Überblick wie in einzelnen Jahresabschnitten die Hauptnährtiergruppen in den Mägen gefunden werden konnten.

Im Sommer gefangene, 2 Jahre alte Jungfische weisen neben Chironomidenlarven und anderen Insektenlarven einen großen Anteil an benthischen Crustaceen auf (Abb. 2), wobei Milben allerdings fehlen. Es wurden keine Molluskenreste, wohl aber eine große Anzahl an zerkleinerten Ostracodenschalen in den Mägen gefunden. Bei den älteren Fischen wurden einzelne Längenklassen auf mögliche Unterschiede im Prozentanteil konsumierter Dreikantmuscheln überprüft. Es zeigt sich, daß zwischen 46 und 66 Prozent, im Mittel 59 Prozent, der Fische aus drei

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

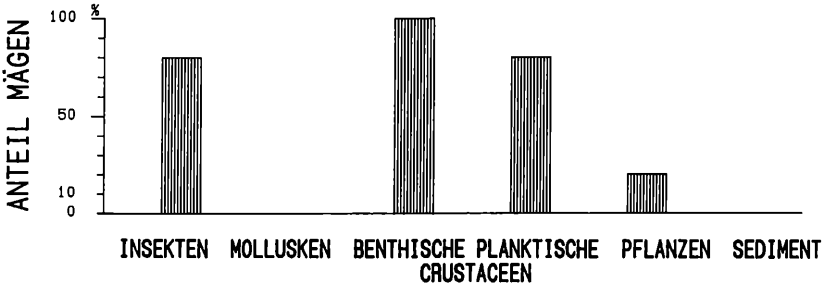

Abb. 2: Auftreten wichtiger Mageninhalte bei *Vimba elongata* der Altersklasse 2+ im Juni 1986.

Tabelle 1: Das Nahrungsspektrum von *Vimba elongata* der Altersklassen 3+ bis 8+. Angegeben sind die Prozentanteile der Mägen mit einem Beutetyp bezogen auf die Anzahl der Mägen mit Nahrunsgteilen

	Frühjahr	Laichzeit	Sommer	Herbst
Chironomiden (Larven)	100,0	70,6	69,0	76,5
Chironomiden (Puppen)	90,9	29,4	17,2	17,7
Ephemoptera (Larven)	0,0	70,6	0,0	0,0
Div. Insektenlarven	18,2	17,6	10,3	23,5
Dreissena polymorpha	72,7	0,0	51,7	70,6
Div. Bivalvia	36,4	17,6	20,7	41,2
Div. Gastropoda	9,1	0,0	17,2	17,6
Ostracoda	18,2	0,0	20,7	41,2
Acari	9,1	5,9	6,9	17,6
Harpacticoidae	0,0	0,0	10,3	5,9
Chydoridae	0,0	0,0	6,9	5,9
Oligochaeta (Kokons)	18,2	0,0	0,0	11,8
Fischeier	0,0	0,0	13,8	5,9
Div. Copepoda *(Cyclops)*	0,0	0,0	55,2	5,9
Daphnia hyalina	0,0	0,0	89,7	5,9
Bythotrephes longimanus	0,0	0,0	34,5	0,0
Leptodora kindtii	0,0	0,0	6,9	0,0
Algen, Pflanzen, Detritus	72,7	58,8	31,0	0,0
Sediment	9,1	82,4	17,2	5,9
Anzahl Mägen mit Nahrung	11	17	29	17
Anzahl leere Mägen	3	7	5	1

Längenklassen Dreikantmuscheln in ihren Mägen hatten. Diesbezüglich konnte kein signifikanter Unterschied zwischen den einzelnen Längenklassen festgestellt werden. Bei weiterer Auswertung zeigt sich jedoch, daß ein Zusammenhang zwischen Körperlänge des Fisches und der Zahl aufgenommener Dreikantmuscheln besteht. Fische der obersten Längenklasse (Altersklasse 7+ bis 8+) nahmen signifikant (χ^2-Test, $p < 0{,}05$) mehr Muscheln auf als Zährten der unteren Längenklassen (Abb. 3).

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

In den Sommermonaten, wo ein hoher Anteil an Zooplankton in den Mägen zu finden ist, konnten wir für Fische der Altersklasse 6+ bis 8+ oft hohe Anzahlen an *Daphnia hyalina* feststellen. Der höchste Wert lag bei rund 4800 Daphnien.

Wie oben bereits angedeutet, zeigen sich in der Nahrungszusammensetzung saisonale Unterschiede. Weitere jahreszeitliche Veränderungen betreffen die Aktivität der Nahrungsaufnahme. Betrachtet man nur die Anteile an Mägen, die überhaupt Nahrung enthalten, sind keine signifikanten saisonalen Unterschiede nachzuweisen, wenn auch während der Laichzeit relativ mehr leere Mägen aufzutreten scheinen. Generell hatten 82 % der Fische Nahrungsteile im Magen, in der Laichzeit waren es 70 %. Für die drei Hauptkomponenten der Nahrung, nämlich Insektenlarven, Dreikantmuscheln und planktische Crustaceen, wurden die in der Nahrung enthaltenen Energiewerte errechnet. Abb. 4 zeigt deutliche Unterschiede zwischen den einzelnen Saisonabschnitten; während der Laichzeit ist die Energieaufnahme minimal, während sie im Sommer und vor allem im Herbst hohe Werte erreicht.

Um mögliche Zusammenhänge zwischen saisonaler Nahrungszusammensetzung und Ernährungsaktivität aufzufinden, wurde die Gesamtzahl der aufgenommenen Beutetaxa für die einzelnen Jahreszeiten bestimmt. Das Nahrungsspektrum innerhalb der gesamten Population ist zum Teil sehr breit und setzt sich im Sommer aus bis zu 16 verschiedenen Taxa zusammen (Tab. 2). In der Laichzeit, wo die Ernährungsaktivität sehr gering ist, werden 8 verschiedene Nährtiergruppen aufgenommen. Auf individuellem Niveau treten während Sommer und Frühjahr die meisten Beutetiertaxa auf. Zum Unterschied zur Population wurden bei den individuellen Rußnasen vor allem im Herbst nur durchschnittlich 3,5 Nährtiergruppen in den Mägen gefunden. Während der Sommermonate zeigte sich eine große Spannweite zwischen Minimal- und Maximalwerten bei individuellen Mägen.

Tabelle 2: Zahl der Taxa, die von Zährten aufgenommen wurden

	Gesamt	Individuell	
		Median	95 % Vertrauensgrenzen
Frühjahr	10	5	3–5
Laichzeit	7	3	2–4
Sommer	16	4	3–6
Herbst	15	4	3–4

Diskussion

Die Ergebnisse der Mageninhaltsanalysen deuten auf eine bodennahe Lebensweise der Mondsee-Zährte hin. Trotz des bereits in der frühen Jugendentwicklung stattfindenden Übergangs von pelagischer zu bodennaher Lebensweise (UIBLEIN et al., 1987), treten auch noch bei älteren

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

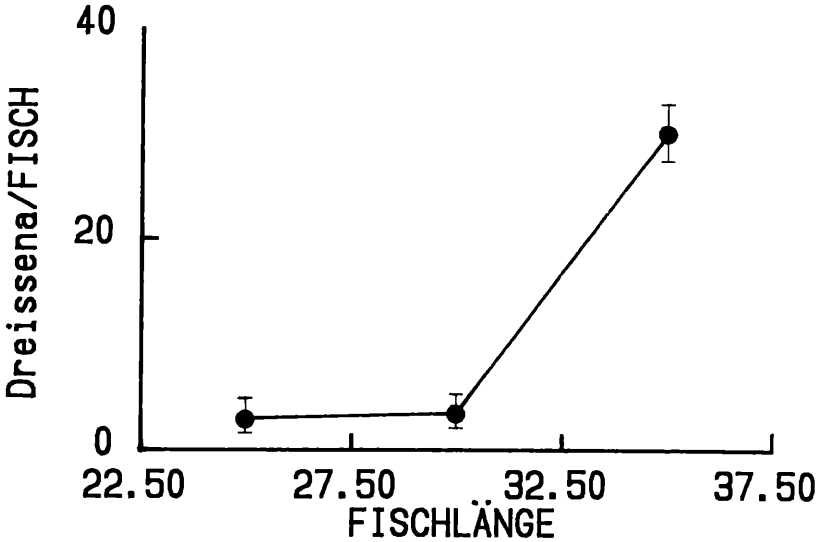

Abb. 3: Anzahl von Dreikantmuscheln in den Mägen von *Vimba elongata* dreier Längenklassen. Angegeben sind Mittelwerte und die 95 % Vertrauensgrenzen (Poisson-Verteilung).

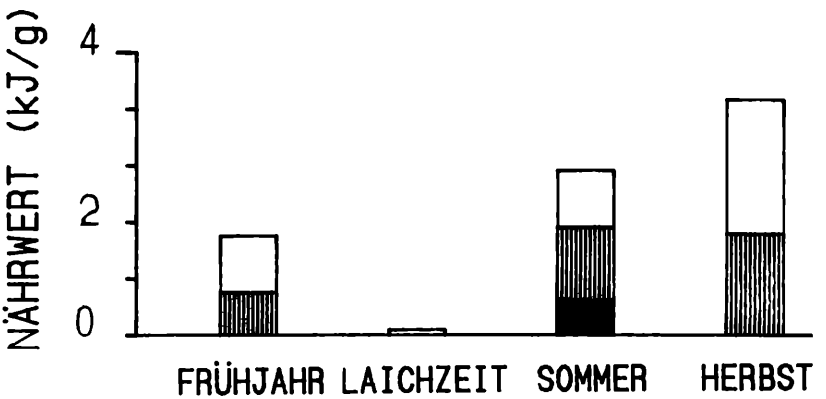

Abb. 4: Energiegehalt der wichtigsten Nahrungskomponenten von *Vimba elongata* im Jahresverlauf. Weiß: Chironomiden, schraffiert: *Dreissena*, schwarz: Zooplankton.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Tiere von Altersklasse zu Altersklasse Unterschiede in der Beutewahl auf.

Während Chironomidenlarven bereits bei zweijährigen Rußnasen eine bevorzugte Beute darstellen, zeichnet sich in der Altersklasse 3+ ein Übergang von kleinen benthischen Crustaceen zu Mollusken ab. Dieser Übergang reflektiert möglicherweise einen erhöhten Nährwertbedarf bei dreijährigen Fischen. Diese Bedarfserhöhung kann in der zunehmenden Körpergröße und in der Ausbildung von Gonaden liegen (vgl. UIBLEIN et al., 1987). Ein weiterer Grund für den Wechsel zu Mollusken ist in der Verbesserung des Hantiervermögens zu suchen. Eigene Beobachtungen an 5 Monate alten Jungfischen sowie die Ergebnisse der vorliegenden Untersuchung belegen die bereits früh ausgebildeten Fähigkeiten, schalenbewehrte Beutetiere, wie etwa Ostracoden, aktiv zu zerkleinern. Die im Vergleich zu den Ostracoden wesentlich stärkeren Schalen der Mollusken könnten ein möglicher Grund dafür sein, daß jüngere und kleinere Fische von einer effizienten Nutzung dieser Nahrungsquelle abgehalten werden. Für diese Annahme spricht auch das Ergebnis, daß die größten und damit ältesten Fische eine signifikant höhere Zahl von Dreikantmuscheln aufnehmen als jüngere. Ähnliche Ergebnisse, daß ältere Fische mehr Mollusken aufnehmen, findet man in der Literatur (HELLAWELL, 1972, KENNEDY & FITZMAURICE, 1968, KOGAN, 1970, LINFIELD, 1980, NIEDERHOLZER & HOFER, 1980). LAMMENS (1985a) macht für die bessere Hantierfähigkeit an Mollusken die bei älteren Rotaugen *(Rutilus rutilus)* stärker entwickelten Pharynxzähne verantwortlich. Ein weiterer die Aufnahme von Mollusken begrenzender Faktor ist das Durchlaßvermögen der Kauhöhle, welches beim Karpfen *(Cyprinus carpio)* die maximale Beutegröße auf etwa drei Prozent der Fischlänge reduziert (SIBBING et al., 1986). Dementsprechend ist die Beutegröße direkt von der Fischgröße abhängig.

Zusätzlich zur Schalenausbildung kann die Fähigkeit, sich mit Byssusfäden an harte Bodenstrukturen anzuheften, als ein weiterer Schutz der Dreikantmuschel vor räuberischen Freßfeinden angesehen werden (STEIN & KITCHELL, 1975). Vermutlich können größere und damit kräftigere Fische mit relativ geringerem Energieaufwand Muscheln vom Untergrund ablösen.

Der hohe Anteil an im Sommer konsumiertem Zooplankton ist unter anderem auf die hohe Abundanz dieser Nährtiere zurückzuführen (HARTMANN, 1982, GUSAR & P'YANOV, 1986). Nach Untersuchungen von HERZIG (1985) steigt die Zooplanktondichte im Mondsee während des Sommers stark an. Zu dieser Jahreszeit dürfte vor allem *Daphnia hyalina* in Bodennähe in großen Mengen vorkommen, wo sie von der Rußnase oft massenhaft konsumiert wird. Die extrem hohe Anzahl an aufgenommenen Beutetieren läßt auf Nahrungserwerb durch Filtrieren schließen. Hinweise für diese Nahrungsaufnahmestrategie liegen nur für ältere Tiere vor. Der Übergang von partikulärer Aufnahme von Zooplankton zu Filtrieren findet auch bei einigen anderen Fischarten erst in den höheren Altersklassen statt (LAZZARO, 1987, LAMMENS, 1985b).

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Die hier diskutierten Untersuchungsergebnisse lassen schließen, daß ältere und damit größere Fische aufgrund ontogenetischer Veränderungen in der Morphologie des Nahrungsaufnahmeapparats besser befähigt sind, Mollusken sowie große Mengen von Zooplankton effizient handzuhaben und aufzunehmen. Im Zusammenhang mit diesen ontogenetischen Veränderungen ergeben sich somit Verschiebungen in der relativen Profitabilität (CROWDER, 1985) und daher je nach Alter spezifische Nahrungserwerbsstrategien.

Die aufgezeigten Unterschiede in der Aktivität der Nahrungsaufnahme können Bedarfsveränderungen bedingt durch jahreszeitliche Schwankungen der Wassertemperatur widerspiegeln (LASKAR, 1941). Damit könnte das Ansteigen der Ernährungsaktivität im Sommer sowie die niedrige Nährstoffaufnahme im Frühjahr erklärt werden. Im Sommer ermöglicht auch das erhöhte Planktonangebot im Mondsee die Nutzung dieser Ressourcen. Die geringe Nahrungsaufnahme sowie der hohe Prozentsatz an leeren Mägen während der Laichzeit könnte auf begleitende Mechanismen, die die Freßaktivität hemmen, zurückgeführt werden. Das Zustandekommen dieses auch von anderen Fischarten bekannten Phänomens wird unter anderem durch endokrine Aktivitätsveränderungen erklärt (FLETCHER, 1984).

Die Zusammenhänge zwischen Aktivität der Nahrungsaufnahme, jeweiligem Bedarf und der Qualität der aufgenommenen Nahrung können Aufschlüsse über während der einzelnen Perioden verfolgte Freßstrategien erbringen (FISHELSON et al., 1987). Eine Voraussage der Theorie des optimalen Nahrungserwerbs besagt, daß bei ausreichender Dichte energetisch wertvoller Nahrungskomponenten sich ein Räuber ausschließlich auf diese konzentrieren sollte (z. B. WERNER & HALL, 1974). Danach müßte zu Jahreszeiten, wo hoher Bedarf vorliegt und daher Optimierung der Energieaufnahme besonders wichtig sein sollte, eine verhältnismäßig geringere Anzahl an unterschiedlichen Taxa in der Beute auftreten. Nach Untersuchungen an der Mondsee-Zährte (UIBLEIN et al., 1987) tritt der größte Wachstumsbedarf in der Zeit zwischen Herbstbeginn und Frühjahrsende auf, was vor allem durch das Ansteigen des Gonadengewichts dokumentiert wird. Im Frühjahr ist die Nahrungsaufnahme, wie bereits diskutiert, durch die temperaturbedingt geringe Freßaktivität eingeschränkt.

Wenn man die oben beschriebenen Annahmen auf die Nahrungsaufnahme im Herbst bezieht, ergibt sich, daß auf der Ebene der Population einer intensiven Nährstoffaufnahme und hohem Bedarf ein sehr breites Spektrum an aufgenommenen Beutetaxa gegenübersteht. Dies widerspricht der Voraussage der Optimalitätstheorie. Bei adäquater Analyse auf dem individuellen Niveau zeigt sich, daß die Diversität der aufgenommenen Beute ähnlich gering ist wie während der Laichzeit, wo nur eine minimale Nährstoffaufnahme erfolgt. Im Sommer, wo sich ebenfalls die Freßaktivität erhöht und durch den Temperaturanstieg ein größerer Nährstoffbedarf zu erwarten ist, tritt ähnlich wie im Herbst bei

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

hoher Beutediversität auf Populationsniveau eine vergleichsweise niedrigere Gesamtanzahl von konsumierten Beutetaxa in den individuellen Mägen auf. Die stark vom Mittelwert abweichenden Grenzwerte zeigen allerdings, daß besonders im Sommer große individuelle Unterschiede bestehen, die möglicherweise das Ergebnis hoher Konkurrenz sind.

Damit kann einer durch breites Beutespektrum gekennzeichneten Generalisation auf dem Artniveau eine individuelle Tendenz zur Spezialisation gegenübergestellt werden. Dies spricht für einen auf individueller Ebene sehr variablen Einsatz eines reichen Repertoires an „Software" (LIEM, 1984), welches die Freßstrategien der Fische steuert. Hier fließen die sich mit dem Alter verändernden Hantierfähigkeiten, individuelles Anpassungsvermögen an ein zeitlich und räumlich fluktuierendes Nahrungsangebot (vgl. DILL, 1983) und die Konsequenzen intraspezifischer Konkurrenz (vgl. SUTHERLAND & PARKER, 1985), mit ein.

Gegenwärtig werden Wahrnehmungsleistungen, Lernvermögen, der Umgang mit Mollusken und intraspezifische Konkurrenz in experimentellen Arbeiten näher untersucht, um so ein abgerundetes Bild des Verhaltens dieser Fischart zu gewinnen.

Literatur

CROWDER, L. B. (1985): Optimal foraging and feeding mode shifts in fishes. Env. Biol. Fish., 12, 57–62.

DILL, L. M. (1983): Adaptive flexibility in the foraging behavior of fishes. Can. J. Fish. Aquat. Sci., 40, 398–408.

ERM, V. S., BONTEMPS, S., WOLSKIS, R., und SPIRINA, L. I. (1970): Spawning migrations. In: Zayanchkauskas, P., et al. (Hsg.): Biology and fisheries of *Vimba* in Europe, Mintis, Vilnius, 71–103.

FISHELSON, L., MONTGOMERY, L. W., MYRBERG, A. H. (1987): Biology of surgeonfish *Acanthurus nigrofuscus* with emphasis on changeover diet and annual gonadal cycles. Mar. Ecol. Prog. Ser., 39, 37–47.

FLETCHER, D. J. (1984): The physiological control of appetite in fish. Comp. Biochem. Physiol., 78A, 617–628.

GETTY, T., KAMIL, A. C., und REAL, P. G. (1987): Signal detection theory and foraging for cryptic or mimetic prey. In: KAMIL, A. C., KREBS, J. R., und PULLIAM, H. R. (Hsg.): Foraging behavior, Plenum, New York, 525–548.

GUSAR, A. G., P'YANOV, A. I. (1986): Distribution of bream, *Abramis brama,* of Votinsk Reservoir during the feeding period. Vopr. Ikhtiol., 2, 259–269.

HARTMANN, J. (1982): Hierarchy of niches of the fishes of Lake Constance, a lake undergoing eutrophication. Schweiz. Z. Hydrol., 44, 315–323.

HELLAWELL, J. M. (1972): The growth, reproduction and food of the roach *Rutilus rutilus* (L.), of the River Lugg, Herfordshire. J. Fish Biol., 4, 469–486.

HERZIG, A. (1985): Fischnährtier-Almanach für den Mondsee. Österreichs Fischerei, 38, 97–108.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

HYSLOP, E. J. (1980): Stomach contents analysis – a review of methods and their application. J. Fish Biol., 17, 411–429.

JÖRGENSEN, S. E. (Hsg. 1979): Handbook of environmental data and ecological parameters. Int. Soc. Ecological Modelling, Copenhagen.

KENNEDY, M., FITZMAURICE, P. (1968): The biology of the bream *Abramis brama* (L.) in Irish waters. Proc. Royal Irish Acad. Sci., 67B, 95–160.

KOGAN, A. V. (1970): Age-related and seasonal changes in the daily feeding rhythm of the Tsymliansk Reservoir bream. Vopr. Ikhtiol., 10, 557–561.

KUBLIKAS, H., ZHELTKOVA, M. V., ERM, V., MURZABEKOVA, N. M. (1970): Feeding. In: Zayanchkauskas, P. et al (Hsg.): Biology and fisheries of *Vimba* in Europe, Mintis, Vilnius, 371–400.

LAMMENS, E. (1985a): Diet shifts, feeding efficiency and coexistence of bream *Abramis brama,* roach *Rutilus rutilus* and white bream *Blicca björkna* in hypertrophic lakes. In: LAMMENS, E., Interactions between fishes and the structure of fish communities in Dutch shallow, eutrophic lakes, Diss. Univ. Wageningen, 50–64.

LAMMENS, E. (1985b): A test of a model for planktivorous filter feeding by bream *Abramis brama.* Env. Biol. Fish., 13, 288–296.

LASKAR, K. (1941): Die Ernährung des Brassens. Fischerei-Zeitung, 51/52, 3–16.

LAZZARO, X. (1987): A review of planktivorous fishes: Their evolution, feeding behaviours, selectivities and impacts. Hydrobiologia, 146, 97–167.

LIEM, K. F. (1984): Functional versatility, speciation, and niche overlap: Are fishes different? In: MEYERS, D. G., STRICKLER, J. R. (Hsg.): Trophic interactions within aquatic ecosystems, Westview Press, Boulder, 269–305.

LINFIELD, R. S. J. (1980): Ecological changes in a lake fishery and their effects on a stunted roach *Rutilus rutilus* population. J. Fish Biol., 16, 123–144.

NIEDERHOLZER, R., HOFER, R. (1980): The feeding of roach (*Rutilus rutilus* L.) and rudd (*Scardinius erythrophthalmus* L.). I. Studies on natural populations. Ekol. pol. 28, 45–59.

SIBBING, F. A., OSSE, J. W. M., TERLOUW, A. (1986): Food handling in the carp (*Cyprinus carpio* L.), its movement patterns, mechanisms and limitations. J. Zool. 120, 161–204.

STANCZYKOWSKA, A. (1977): Ecology of *Dreissena polymorpha* (Pall.) (Bivalvia) in lakes. Pol. Arch. Hydrobiol., 24, 461–530.

STEIN, R. A., KITCHELL, J. F. (1975): Selective predation by carp (*Cyprinus carpio* L.) on benthic molluscs in Skadar Lake, Yugoslavia. J. Fish Biol., 391–399.

SUTHERLAND, W. J., und PARKER, G. A. (1985): Distribution of unequal competitors. In: SIBLY, R. M., und SMITH, R. H. (Hsg.): Behavioural ecology, ecological consequences of adaptive behaviour, Blackwell, Oxford, 255–273.

UIBLEIN, F., KAINZ, E., GOLLMANN, H. P. (1987): Wanderungen, Wachstum und Fortpflanzung der Mondsee-Zährte (*Vimba elongata* Val., Cyprinidae). Österreichs Fischerei, 40, 282–295.

WANJALA, B. S., TASH, J. C., MATTER, W. J., ZIEBELL, C. D. (1986): Food and habitat use by different sizes of Largemouth Bass *(Micropterus salmoides),* in Alamo Lake, Arizona. J. Freshw. Ecol., 3, 359–369.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

WERNER, E. E., HALL, D. J. (1974): Optimal foraging and the size selection of prey by the Bluegill Sunfish *(Lepomis macrochirus)*. Ecology, 55, 1216–1232.

Anschrift der Verfasser: FRANZ UIBLEIN, Institut für Limnologie der Österreichischen Akademie der Wissenschaften, Gaisberg 116, A-5310 Mondsee; Univ.-Doz. Dr. HANS WINKLER, Institut für Vergleichende Verhaltensforschung der Österreichischen Akademie der Wissenschaften, Savoyenstraße 1A, A-1160 Wien.